

Néoténie et pédogenèse. A propos d'une anomalie du développement chez *Bombina variegata* (Amphibiens, Anoures)

par Alain DUBOIS *

Résumé. — Chez un *Bombina variegata* presque adulte, capturé à Saint-Marcellin-en-Forez (Loire), la patte antérieure gauche était restée sous la peau, celle-ci ne s'étant pas perforée à la métamorphose. Cette anomalie extrêmement rare est rapprochée de celle d'une *Litoria aurea* adulte dont la patte antérieure droite était restée de même enfermée sous la peau, mais aussi de celle d'un *Bufo bufo* adulte qui avait conservé sa queue : dans ces trois cas il s'agit d'animaux dont la métamorphose s'est déroulée normalement sauf pour quelques caractères isolés. Il semble que de tels cas de métamorphose incomplète ou imparfaite méritent la dénomination de « néoténie partielle », appellation habituellement réservée aux cas de métamorphose retardée, pour lesquels la formule de « néoténie temporaire » nous paraît plus appropriée. Le terme de « pédogenèse », en revanche, devrait être retenu pour désigner les animaux qui se reproduisent tout en ayant conservé dans l'ensemble un phénotype larvaire. Quant au phénomène auquel a, jusqu'à présent, été réservé, en français, le terme de pédogenèse (espèces d'invertébrés dont les larves se reproduisent par parthénogenèse), il pourrait être désigné par le terme de « parthénopédogenèse ». Une classification sommaire des différents types de néoténie et de pédogenèse est proposée.

Abstract. — *Neoteny and paedogenesis. About a case of developmental anomaly observed in Bombina variegata (Amphibia, Anura).* — A subadult specimen of *Bombina variegata*, found in Central France, exhibited a very rare anomaly : the left forelimb was hidden under the skin, due to a fault of perforation of the opercular skin at metamorphosis. This anomaly reminds the one described in an adult *Litoria aurea* which had the right forelimb hidden under the skin, but also the one found in an adult *Bufo bufo* which had kept its tail : in the three cases the metamorphosis had developed normally, except for a few isolated characters. It seems that such cases of incomplete or unperfect metamorphosis should be referred to as cases of « partial neoteny », an expression which has usually been used for cases of delayed metamorphosis ; for the latter the form « temporary neoteny » seems more suitable. The name « paedogenesis », on the other hand, should be retained to call the animals which are able to reproduce though they have on the whole retained a larval phenotype. The new name « parthenopaedogenesis » is coined to designate the phenomenon by which some invertebrate larvae do reproduce parthenogenetically. A compendious classification of the different types of neoteny and of paedogenesis is proposed.

Dans l'exploitation d'argile rouge à brique située à l'entrée nord-ouest de Saint-Marcellin-en-Forez (Loire), à la rencontre de deux routes départementales (D 95 et D 102), se trouvent un étang assez vaste et profond et plusieurs mares de dimensions plus modestes,

* Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25, rue Cuvier, 75005 Paris.

dont la forme et la superficie varient d'année en année ; de plus, de nombreuses petites mares se forment après les pluies sur cette terre imperméable, dans l'exploitation et sur les chemins qui y donnent accès. Ces divers plans d'eau et leurs alentours abritaient, il y a une dizaine d'années, une faune assez riche d'Amphibiens et de Reptiles puisque, de 1962 à 1971, nous y avons trouvé trois espèces d'Anoures (*Bombina variegata*, *Rana* « *esculenta* », *Rana dalmatina*), deux d'Urodèles (*Triturus helveticus*, *Triturus cristatus*), une de Sauriens (*Lacerta muralis*) et deux d'Ophidiens (*Natrix natrix*, *Natrix maura*).

Depuis 1962 nous reherehons systématiquement les anomalies et les mutations spontanées dans les populations naturelles d'Amphibiens et, dans cette perspective, nous avons examiné dans cette localité, de 1962 à 1971, 158 Amphibiens dont 121 *B. variegata* ; après étude, les animaux étaient relâchés sur place. A l'exception de l'unique exemplaire de *B. variegata* dont il sera question ei-dessous, et de quelques autres exemplaires présentant des mutilations ou blessures unilatérales (doigts réduits ou absents, pattes coupées, etc.), tous ces animaux étaient normaux à l'examen externe.

Parmi les 121 *B. variegata* capturés (40 adultes et 81 jeunes), figurait un adulte apparemment dépourvu de patte antérieure gauche. En réalité cette patte était présente sous la peau qu'elle faisait saillir un peu du côté gauche de l'animal et, en appuyant légèrement sur la peau, une patte apparemment complète et intacte se dessinait. En position normale (fig. 1), la patte restait repliée sous la peau, sans toucher le sol, et était donc totalement inutile à l'animal : celui-ci se tenait et se déplaçait d'ailleurs sur trois pattes tout à fait normalement, comme le font aussi certains Anoures amputés d'une patte antérieure ou postérieure que l'on rencontre parfois dans la nature. Toutefois, quand on le mettait sur le dos, dans ses efforts pour se retourner, la patte antérieure enfermée faisait saillir la peau du côté gauche de l'animal (fig. 2), ce qui indique que cette patte pouvait être fonctionnelle.

Chez les têtards de *Bombina* le spiracle est ventral, si bien que la sortie des pattes antérieures exige une perforation bilatérale de l'opereule, tandis que chez les têtards où le spiracle se situe du côté gauche l'opereule ne doit être perforé que du côté droit, la patte gauche empruntant le spiracle pour sortir. Selon toute vraisemblance, chez l'animal en question la patte gauche s'était formée normalement mais n'avait pu sortir lors de la métamorphose, l'opereule ne s'étant pas perforé, alors que la perforation s'était produite normalement du côté droit¹.

Cet exemplaire fut capturé le 12 avril 1963. Il mesurait 34 mm du museau à l'anus, ce qui correspond à une taille un peu inférieure à la taille adulte dans cette espèce (BOULENGER, 1897 ; ANGEL, 1946) ; il s'agissait vraisemblablement d'un animal âgé d'environ un an. A part la patte restée sous la peau, il ne présentait aucune particularité morphologique ou pigmentaire. Il fut filmé en 8 mm couleurs, le 13 avril 1963, film d'où ont été tirées les figures 1 et 2. Par la suite malheureusement, cet animal parvint à s'échapper, à la faveur d'un orage, de la cuve en ciment en plein air où il était gardé en captivité, et il ne put ensuite

1. Cette hypothèse est la plus simple qui permette de rendre compte de l'anomalie observée et nous paraît devoir être retenue, mais on ne peut totalement exclure d'autres possibilités, comme le recouvrement du bourgeon du membre antérieur gauche, à l'intérieur de la cavité branchiale, par un repli cutané anormal, qui aurait ensuite persisté après une perforation normale de l'opereule. Un examen anatomique et histologique de la patte et de la cavité la contenant aurait été souhaitable, mais l'animal s'étant échappé un tel examen n'a pas été possible.

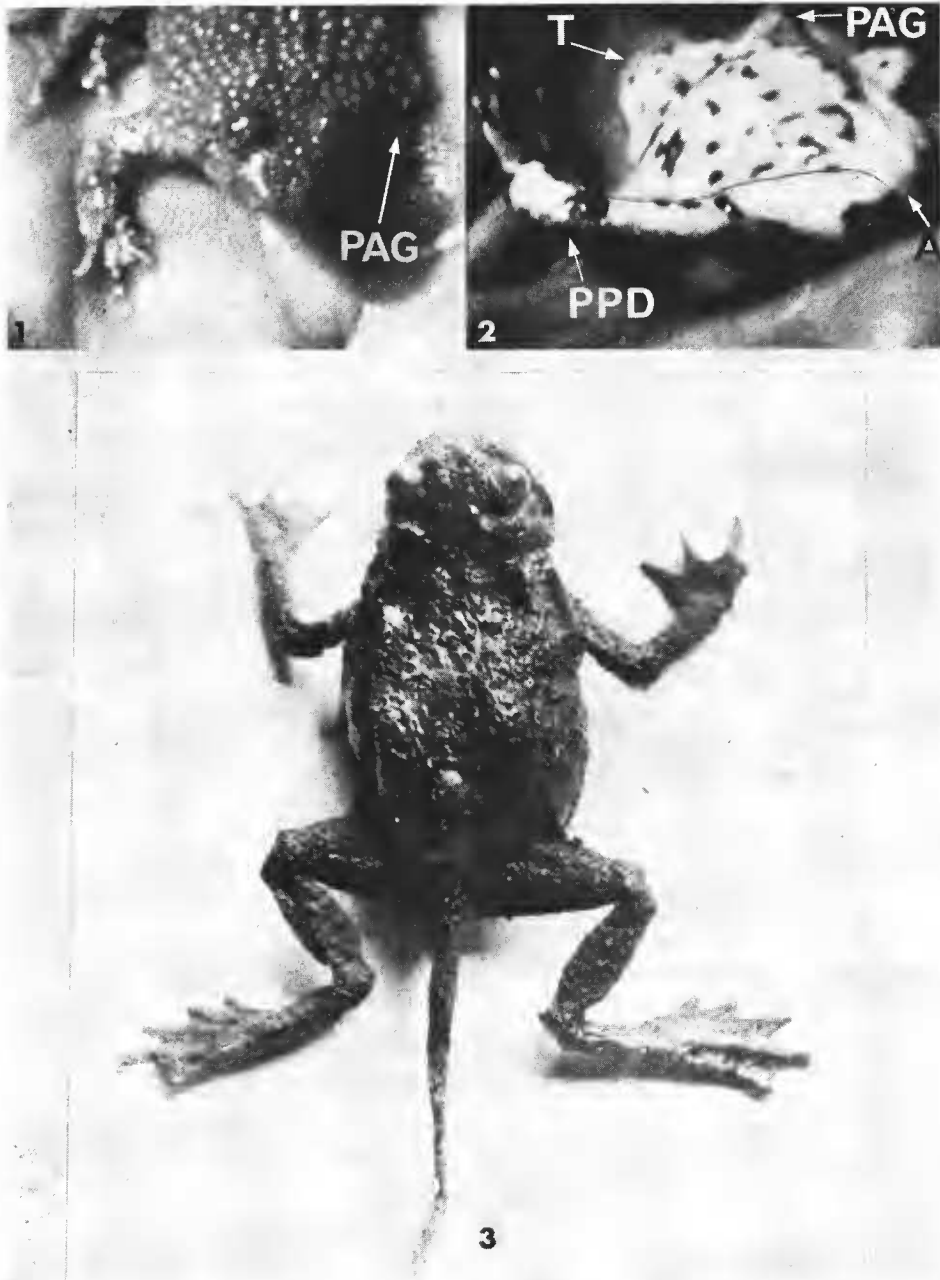


FIG. 1-3. — 1, 2 : Vues du *Bombina variegata* anormal : 1, vue dorsale, en position naturelle ; 2, vue de l'animal sur le dos, faisant effort pour se retourner. (PAG = patte antérieure gauche, faisant saillir la peau qui la recouvre ; T = tête ; PPD = patte postérieure droite ; A = anus) ; 3, vue dorsale, grandeur nature, d'un *Bufo bufo* adulte ayant conservé sa queue (d'après OLIVIER, 1893).

être retrouvé. Il a donc été impossible de le faire reproduire en captivité et de le disséquer. Malgré le caractère très partiel de cette observation, il a paru intéressant de signaler cette anomalie, en raison de son extrême rareté.

DISCUSSION

1. Les anomalies naturelles chez *Bombina variegata*

Les anomalies naturelles semblent peu abondantes chez *Bombina variegata*. Pour notre part, outre les 121 exemplaires de Saint-Marcellin, nous avons examiné 143 individus dans les exploitations d'argile d'une localité voisine (Sury-le-Comtal, Loire), 18 individus dans d'autres localités de France (Loire, Indre, Haute-Savoie) et 42 individus en diverses localités de Yougoslavie et de Grèce, soit au total 324 individus, sans trouver d'autre anomalie notable que celle décrite ci-dessus.

Des anomalies relativement fréquentes dans les populations naturelles d'Amphibiens, telles que la polydactylie, l'ectrodactylie et les autres anomalies des membres (voir par exemple ROSTAND, 1958 ; DUBOIS, 1974, 1977) ou encore la mutation des « yeux noirs » (DUBOIS et VACHARD, 1971 ; DUBOIS, 1976) n'ont pour l'instant jamais été signalées chez *Bombina variegata*. En revanche l'albinisme, total ou partiel, seule anomalie naturelle jusqu'ici connue dans cette espèce, y semble assez répandu, puisque trois cas déjà en ont été signalés (FATIO, 1872 ; WIKTOROWA, 1967 ; MERTENS, 1975) ; un cas d'« albinisme partiel » a aussi été rapporté chez l'espèce voisine *Bombina bombina* par OBERT et EICHELBERG (1976).

2. Les autres cas connus de métamorphose incomplète chez les Anoures

Nos recherches bibliographiques ne nous ont permis de découvrir que deux autres cas d'anomalies qui se rapprochent de celle ici décrite chez *Bombina variegata*.

Le premier cas, très voisin du nôtre, est celui d'une *Litoria aurea* adulte, décrite par RICHARDSON et BARWICK (1957), dont la patte antérieure droite était restée sous la peau (fig. 4). Contrairement au cas du *Bombina*, cette patte avait néanmoins pu se déplier, entraînant la peau avec elle, de sorte que l'animal pouvait poser sa main, enveloppée dans son « gant » de peau, sur le sol, et se servir presque normalement de celle-ci : « The general impression was that the abnormal position of the limb was in no way a significant impediment to ordinary locomotion, and the only penalties were that since the grip of this hand was lost the limb was useless in climbing or in such actions as wiping the face ».

Un autre type d'anomalies doit être rapproché de celui des deux cas évoqués ci-dessus : c'est celle d'un *Bufo bufo*, décrit et figuré par OLIVIER (1893), qui avait conservé sa queue à l'état adulte (fig. 3). La queue avait continué à croître avec l'animal, et mesurait environ 50 mm alors que le Crapaud en mesurait environ 65. Comme dans le cas du *Bombina* et de la *Litoria*, la métamorphose s'était déroulée normalement sauf pour un caractère isolé. Cette anomalie n'a apparemment jamais été retrouvée chez les Anoures depuis le Crapaud

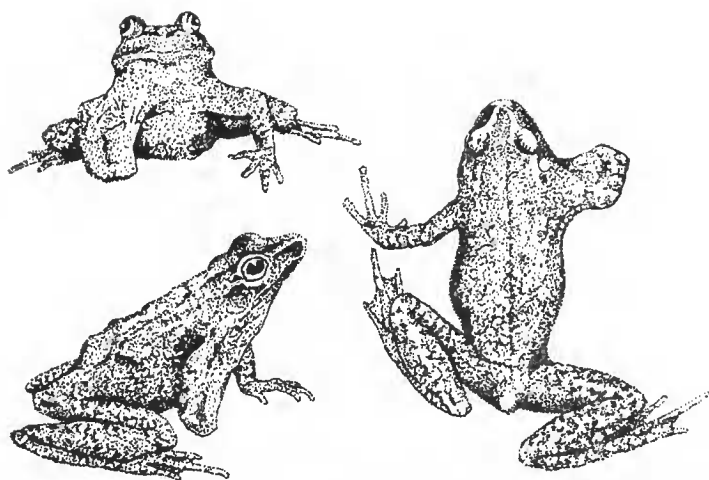


FIG. 4. — Vues antérieure, latérale et dorsale de la *Litoria aurea* anormale (d'après RICHARDSON et BARWICK, 1957).

d'OLIVIER ; étant donné son caractère spectaculaire, il est en effet probable qu'elle aurait alors fait l'objet d'une description.

Il semble donc que ces deux types d'anomalies soient fort rares dans les populations naturelles. Peut-être ces anomalies sont-elles un peu plus abondantes parmi les animaux nouvellement métamorphosés, mais plus ou moins incompatibles avec la survie à long terme, ce qui entraînerait l'élimination précoce des animaux atteints. Ce ne serait néanmoins pas toujours le cas, puisque le *Bufo* et la *Litoria* étaient adultes et le *Bombina* presque adulte.

Des Anoures dépourvus d'une patte antérieure peuvent donc survivre dans la nature, mais il n'en irait pas de même d'un animal dont les deux pattes antérieures seraient restées sous la peau, et qui ne pourrait se déplacer et s'alimenter sur terre ; cependant un tel animal devrait pouvoir survivre dans l'eau, ce qui ne semble pas impossible chez une espèce très largement aquatique comme *Bombina variegata*, et encore moins chez des espèces entièrement aquatiques comme les Xénopes.

Quelles peuvent être les causes de ces anomalies de la métamorphose ? Les mécanismes par lesquels s'effectuent la perforation de l'opercule et la résorption de la queue ont fait l'objet de plusieurs hypothèses contradictoires et de nombreux travaux (voir par exemple : NEWTH, 1949 ; ETKIN, 1955). Il est maintenant établi que tant la dégénérescence de la peau de l'opercule (KALTENBACH, 1953) que celle de la nageoire caudale (KALTENBACH, 1959) peuvent être provoquées par action locale de la thyroxine, mais cette action directe semble se combiner dans les conditions naturelles avec des phénomènes d'induction directe et indirecte. Les interactions entre ces différents phénomènes mériteraient d'ailleurs d'autres études (ETKIN, 1964). Le problème est encore compliqué par le fait que les tissus peuvent montrer une sensibilité plus ou moins accentuée à la thyroxine : ainsi dans certains cas l'ensemble de la peau de l'opercule dégénère lors de la métamorphose, alors que normalement ce n'est qu'une petite zone qui est résorbée (KOLLROS, 1961) ; cette dégénérescence étendue de l'opercule peut même se produire avant la métamorphose, laissant à nu l'ensemble

de la cavité branchiale (ΕΤΚΙΝ, 1964). Ce phénomène, inverse de celui observé chez le *Bombina* et la *Litoria*, reste inexpliqué. Quant à ces deux animaux, diverses hypothèses pourraient être formulées pour tenter d'expliquer le défaut de perforation constaté, mais en l'absence de données plus approfondies que celles dont nous disposons, il serait gratuit de les énumérer.

Si des anomalies de ce type ont de grandes chances d'être les résultats d'accidents plus ou moins aléatoires du développement, on ne peut cependant exclure *a priori* la possibilité de mutations ; toutefois dans ce cas l'anomalie aurait vraisemblablement tendance à être bilatérale. En supposant que de tels animaux à anomalie bilatérale soient capables de survivre, ce qui impliquerait qu'ils appartiennent à des espèces entièrement ou largement aquatiques, ces animaux pourraient-ils se reproduire dans les conditions naturelles ? Il est probable que non dans le cas des mâles qui ne pourraient pratiquer l'amplexus, mais, dans le cas des femelles, leur « absence de bras » ne les gênerait sans doute alors nullement (d'autant que, chez les Xénopes ou les *Bombina* par exemple, l'amplexus est lombaire). Au laboratoire, en tout cas, il serait certainement possible de maintenir en vie et de faire reproduire, par fécondation artificielle, de tels animaux, et de créer ainsi des souches d'Anoures « sans bras ». Quant aux Anoures « à queue », rien ne semblerait devoir s'opposer, s'ils survivent jusqu'à l'âge adulte, à ce qu'ils puissent se reproduire.

3. Questions de nomenclature

Comment appeler les animaux qui, bien que s'étant métamorphosés, ont conservé quelques caractères larvaires isolés ? On pourrait employer à leur sujet les termes de « néoténie partielle », mais un tel emploi va à l'encontre de l'acception généralement admise de cette formule.

C'est à KOLLMANN (1884a, 1884b) que l'on doit le terme de « néoténie » (*νέος* = jeune ; *τείγω* = j'allonge), qui signifie étymologiquement « prolongation de l'état juvénile » — et non pas, comme l'écrit par exemple GABRION (1976 : 2), « prolongation de l'état larvaire » — ce qui implique que le terme puisse être employé même pour des espèces dont le développement ne comporte pas de métamorphose, ou pour des caractères non soumis à la métamorphose, comme le système génital chez les Amphibiens.

KOLLMANN distinguait deux types de néoténie : la néoténie partielle, quand il n'y a qu'un simple retard de la métamorphose, et la néoténie totale, quand l'animal, tout en conservant ses caractères larvaires, devient sexuellement mature et capable de se reproduire. Cette nomenclature a été acceptée et reprise, depuis KOLLMANN, par de nombreux auteurs (voir par exemple : BOULENGER, 1910 ; BOUNHIOL, 1942 ; ANGEL, 1947). Pourtant, si l'on considère le sens étymologique du terme néoténie, cette nomenclature n'apparaît pas logique : il est contradictoire d'appeler totale la néoténie dans laquelle, justement, une partie de l'animal (les gonades) ne reste pas à l'état juvénile ou larvaire (cas par exemple de l'Axolotl), et partielle celle où, pendant un certain temps au moins, la totalité de l'animal garde le phénotype juvénile ou larvaire (cas par exemple des têtards géants d'Anoures, qui peuvent rester plusieurs années sans se métamorphoser).

Il faut, de plus, remarquer que chez les Amphibiens la fin de la vie larvaire ne coïncide pas, comme c'est notamment le cas chez les Insectes, avec l'acquisition de la maturité sexuelle : la métamorphose est suivie d'une période de croissance plus ou moins longue à l'issue de laquelle seulement l'animal devient adulte, c'est-à-dire susceptible de se reproduire.

Si l'on admet que la période « jeune », au sens large, prend fin avec l'acquisition de la maturité sexuelle, chez les Amphibiens cette période couvre à la fois la période larvaire et la période « jeune », au sens restreint (DUBOIS, 1978), c'est-à-dire entre la métamorphose et le stade adulte. Comme nous l'avons vu, étymologiquement le terme néoténie renvoie à la période « jeune » en général, et non pas spécifiquement à la période larvaire ; il nous semble donc que l'emploi de ce terme ne doit pas être réservé aux seuls cas de persistance anormale de caractères larvaires après la métamorphose, mais doit être étendu à tous les cas de persistance de caractères juvéniles, au sens large, chez des animaux d'âge et de taille adultes.

En définitive, nous sommes amené à proposer une nouvelle nomenclature pour l'ensemble des phénomènes concernant la prolongation anormale de la période larvaire ou la persistance anormale de caractères larvaires ou juvéniles, dans les conditions naturelles. Certains types de néoténie sont, dans certains groupes du moins, largement répandus et bien connus, tandis que d'autres, comme ceux qui font l'objet de ce travail, constituent des anomalies bien plus rares, mais l'aspect plus ou moins « tératologique » ou « normal » des phénomènes, qui est d'ailleurs tout à fait relatif et lié au niveau d'analyse auquel on se place (ce qui est « normal » dans une espèce ou une population pouvant être « tératologique » à l'échelle du genre ou de la famille, par exemple), n'a pas lieu d'intervenir dans leur classification. L'ensemble des cas de néoténie connus nous paraissent pouvoir être répartis selon trois types fondamentaux :

a — *La néoténie totale (métamorphose et maturation sexuelle inexistantes)*

Il s'agit d'animaux qui conservent leur vie durant tous les caractères larvaires, la métamorphose et le développement des gonades n'ayant jamais lieu : ce sont de vraies « larves définitives », ne se reproduisant jamais. De tels animaux apparaissent de manière sporadique dans les populations naturelles d'Anoures et d'Urodèles. La cause de cette néoténie est généralement une déficience hormonale due par exemple à des anomalies hypophysaires ; chez ces animaux la néoténie est souvent associée à d'autres anomalies, comme l'albinisme partiel d'origine hypophysaire.

b — *La néoténie temporaire (métamorphose retardée)*

Il s'agit des animaux qui présentent un retard, plus ou moins durable, de la métamorphose, comme les têtards géants d'Anoures et aussi certaines larves d'Urodèles, mais qui finissent par se transformer et donner des adultes normaux.

c — *La néoténie partielle (métamorphose ou organogenèse incomplète)*

Il s'agit d'animaux chez lesquels certains caractères larvaires ou juvéniles sont conservés, tandis que d'autres caractères subissent la métamorphose ou atteignent le stade adulte. Ces animaux peuvent être classés en trois catégories distinctes :

1. Dans le premier cas, les caractères morphologiques larvaires sont conservés dans leur ensemble, mais le système génital devient adulte et fonctionnel. Ce phénomène est fréquent chez les Urodèles, mais n'a jamais été signalé chez les Anoures, où son existence semble très improbable, pour des raisons à la fois écologiques et morphologiques (WASSERSUG, 1974). Il serait bon d'employer, comme le suggère DENT (1968) et comme l'admet GABRION (1976), le terme de *pédogenèse* (παις = enfant ; γενεσις = génération) pour désigner ce

processus par lequel des « larves » se reproduisent. Le terme de pédogenèse fut créé par BAER (1866) à propos du mode de reproduction de certains Diptères chez lesquels non seulement ce sont des larves qui se reproduisent, mais où de plus les œufs subissent un développement parthénogénétique, si bien que le terme a acquis une acception différente de son sens étymologique, et qu'il désigne surtout, pour certains auteurs, un type particulier de parthénogenèse (voir par exemple ROSTAND, 1950). Il serait bon de rendre au terme pédogenèse son sens étymologique et d'employer, pour les formes dont les larves produisent des œufs se développant par parthénogenèse, un terme distinct : à cet effet, le terme de « parthénopédogenèse » pourrait convenir.

Pour en revenir à la pédogenèse des Urodèles, trois catégories principales peuvent être distinguées :

— la pédogenèse obligatoire, comme dans les genres *Siren*, *Pseudobranchius*, *Proteus*, *Necturus*, *Typhlomolge*, *Cryptobranchius*, *Andrias* et *Amphiuma* : ainsi que NOBLE (1931) l'a souligné, il existe en réalité entre ces genres des différences importantes quant au degré de rétention des caractères larvaires, certaines formes conservant un phénotype totalement ou presque totalement larvaire (gonades exclues), alors que dans d'autres espèces une partie importante des caractères subit une métamorphose tandis que quelques autres restent à l'état larvaire ;

— la pédogenèse quasi obligatoire, comme dans certaines populations des genres *Ambystoma* et *Triturus* dont les animaux sont totalement et héréditairement pédogénétiques, mais se métamorphosent parfois dans certaines conditions, même en l'absence de traitement hormonal artificiel ;

— la pédogenèse facultative, comme dans certaines populations de Tritons d'Europe : dans cette dernière catégorie, il serait encore possible de reconnaître, comme le fait FUNN (1963), un type labile (une partie importante de la population se reproduit pédogénétiquement, mais ces animaux se métamorphosent ensuite : il s'agit d'une « néoténie partielle temporaire ») et un type sporadique (individus pédogénétiques isolés au sein d'une population normale).

2. Le deuxième type de néoténie partielle concerne des animaux adultes, se reproduisant, dont la métamorphose s'est déroulée normalement sauf pour quelques caractères isolés : c'est le cas des exemplaires d'Anoures évoqués ci-dessus, dont les pattes antérieures sont restées sous la peau ou dont la queue n'a pas disparu à l'âge adulte.

3. Enfin il faut envisager le cas d'animaux qui se seraient métamorphosés et auraient grandi normalement jusqu'à la taille adulte, mais dont les gonades seraient restées à l'état larvaire ou juvénile. De tels « adultes stériles » existent vraisemblablement chez les Amphibiens mais nous n'avons pas connaissance de cas précis. Ce type de néoténie ne peut être décelé qu'à l'âge adulte et non pas chez les animaux qui viennent de se métamorphoser (imagos), puisque à ce stade les gonades sont encore très peu développées chez les Amphibiens.

Il faut souligner que la nomenclature des types de néoténie proposée ci-dessus n'a de sens que dans les conditions naturelles, car au laboratoire il est possible, par des traitements divers, d'obtenir pratiquement tous les types de réactions (blochage ou accélération de la métamorphose, métamorphose chez des espèces habituellement pédogénétiques, etc.).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANGEL, F., 1946. — Faune de France. 45. Reptiles et Amphibiens. Paris, Librairie de la Faculté des Sciences : 1-204.
- 1947. — Vie et mœurs des Amphibiens. Paris, Payot : 1-317.
- BAER, K. VON, 1866. — Über Prof. Nic. Wagner's Entdeckung von Larven, die sich fortpflanzen, Herrn Gann's verwandte und ergänzende Beobachtungen und über die Paedogenesis überhaupt. *Bull. Acad. impér. Sci. St. Peterst.*, **9** : 64-137, 1 pl.
- BOULENGER, G. A., 1897. — The Tailless Batrachians of Europe. I. London, Ray Society : 1-III + 1-210.
- 1910. — Les Batraciens, et principalement ceux d'Europe. Paris, Doin : 1-III + 1-305.
- BOUHIOL, J. J., 1942. — Le déterminisme des métamorphoses chez les Amphibiens. Paris, Hermann : 1-98.
- DENT, J. N., 1968. — Survey of Amphibian metamorphosis. *In* : ETKIN et GILBERT : 271-311.
- DUBOIS, A., 1974. — Polydactylie massive, associée à la clinodactylie, dans une population de *Rana graeca*. Remarques sur la polydactylie faible et la clinodactylie chez *Bufo bufo*. (Amphibiens, Anoures). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **99** : 505-521, pl. 1-11.
- 1976. — Deux *Rana cyanophlyctis* du Népal aux yeux noirs (Amphibiens, Anoures). *Bull. Soc. linn. Lyon*, **45** : 303-307.
- 1977. — Une mutation dominante déterminant l'apparition de diverses anomalies digitales chez *Rana temporaria* (Amphibiens, Anoures). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **102** : 197-213.
- 1978. — Les principaux stades de développement significatifs en écologie et en génétique des populations des Amphibiens Anoures. *Terre Vie*, **32** : 453-459.
- DUBOIS, A., et D. VACHARD, 1971. — Sur une anomalie pigmentaire de la Grenouille verte (*Rana esculenta*) et de quelques autres Amphibiens Anoures et Urodèles. *Bull. Soc. linn. Lyon*, **40** : 40-52.
- ETKIN, W., 1955. — Metamorphosis. *In* : WILLIER, WEISS et HAMBURGER : 631-663.
- 1964. — Metamorphosis. *In* : MOORE : 427-468.
- ETKIN, W., et L. I. GILBERT, éd., 1968. — Metamorphosis, a problem in developmental biology. Amsterdam et New York, Meredith Corporation : 1-XIII + 1-459.
- FATIO, V., 1872. — Faune des Vertébrés de la Suisse. III. Histoire naturelle des Reptiles et des Batraciens. Genève et Bâle, Georg : 1-VI + 1-603.
- FUHN, I. E., 1963. — Sur un nouveau cas de néoténie en masse du Triton vulgaire (*Triturus v. vulgaris* L.). *Věst. Čsl. zool. Spol.*, **27** : 62-69.
- GABRION, J., 1976. — La néoténie chez *Triturus helveticus* Raz. Étude morphofonctionnelle de la fonction thyroïdienne. Thèse, Université de Montpellier : 1-XXVIII + 1-499 + 1-85.
- KALTENBACH, J. C., 1953. — Local action of thyroxin on Amphibian metamorphosis. III. Formation and perforation of the skin window in *Rana pipiens* larvae effected by thyroxin-cholesterol implants. *J. exp. Zool.*, **122** : 449-467.
- 1959. — Local action of thyroxin on Amphibian metamorphosis. IV. Resorption of the tailfin in Anuran larvae effected by thyroxin-cholesterol implants. *J. exp. Zool.*, **140** : 1-17.
- KOLLMANN, J., 1884a. — Das Ueberwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl. *Verh. Naturf. Ges. Basel*, 1883 (1884), **7** : 387-398.
- 1884b. — L'hivernage des larves de Grenouilles européennes et de Tritons. La métamorphose de l'Axolotl mexicain. *C. r. Ass. fr. Avanc. Sci.*, 1883 (1884), **12** : 567-570.

- KOLLROS, J. J., 1961. — Mechanisms of Amphibian metamorphosis : hormones. *Am. Zool.*, **1** : 107-114.
- MERTENS, R., 1975. — Eine teilweise albinistische Gelbbauchunke, *Bombina v. variegata*. *Salamandra*, **11** : 107-108.
- MOORE, J. A., éd., 1964. — Physiology of the Amphibia. New York et London, Academic Press : I-XII + 1-654.
- NEWTN, D. R., 1949. — A contribution to the study of fore-limb eruption in metamorphosing Anura. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **119** : 643-659.
- NOBLE, G. K., 1931. — The biology of the Amphibia. New York, Dover Publications : I-XVIII + 1-577 (rééd. 1954).
- OBERT, H.-J., et H. EICHELBERG, 1976. — Mitteilung über das Auftreten einer gescheckten Rotbauchunke, *Bombina bombina* (L.). *Salamandra*, **12** : 105-106.
- OLIVIER, E., 1893. — Un Crapaud phénomène. *Revue scient. Bourbon. Cent. Fr.*, **6** : 105, pl. II.
- RICHARDSON, L. R., et R. E. BARWICK, 1957. — Faulty eruption of the fore-limb in *Hyla aurea*. *Trans. R. Soc. N. Z.*, **84** : 941-942.
- ROSTAND, J., 1950. — La parthénogenèse animale. Paris, PUF : I-VII + 1-163.
— 1958. — Les anomalies des Amphibiens Anoures. Paris, SEDES : 1-100.
- WASSERSUG, R. J., 1974. — Evolution of Anuran life cycles. *Science N.Y.*, **185** : 377-378.
- WIKTOROWA, J., 1967. — Albinotyczny kumak górski, *Bombina variegata* (L.). *Przegl. zool.*, **11** : 306-310.
- WILLIER, B. H., P. A. WEISS et V. HAMBURGER, édés., 1955. — Analysis of development. Philadelphia et London, Saunders : I-XII + 1-735.

Manuscrit déposé le 5 janvier 1978.